

AGE ET CROISSANCE DU THON ROUGE (*Thunnus thynnus*) DANS LA PECHERIE FRANÇAISE DE SURFACE EN MEDITERRANEE

par

H. FARRUGIO (1)

RESUME. — A partir d'un échantillonnage réalisé sur les captures de la flottille de senneurs, la croissance du thon rouge est étudiée par différentes méthodes pour permettre le choix du modèle théorique présentant le meilleur ajustement en vue de l'étude démographique de la pêche-méditerranéenne.

ABSTRACT. — From purse-seiners catch samples, growth of bluefin tuna is studied by mean of several methods to choose the best theoretic fitting suitable to demographic studies on mediterranean fishery.

INTRODUCTION

Les analyses de stocks abordées récemment pour aboutir à une gestion rationnelle de la pêche au thon rouge de surface par les senneurs méditerranéens passent en premier lieu par une étude de l'évolution démographique temporelle des captures, elle-même impliquant une bonne connaissance de la croissance des phases exploitées. Dans cette optique, un échantillonnage réalisé au cours des trois dernières années sur les débarquements de la flottille française a été utilisé pour définir un modèle permettant d'assurer une ventilation correcte des diverses cohortes représentées dans les captures.

ETUDE DES FREQUENCES DE TAILLES

MATERIEL

Au débarquement, les thons pêchés le long du littoral français de la Méditerranée sont triés par tailles puis pesés individuellement ou par petits groupes constitués le plus souvent de deux à cinq poissons de longueurs semblables dont on peut déduire le poids individuel moyen. Du mois de juin 1975 au mois de décembre

(1) Centre de recherches de l'ISTPM, 1, rue J. Vilar, 34200 SETE.

1977, 186 257 individus de 3 à 50 kg ont ainsi été recensés (Farrugio, 1977 ; 1978 a).

METHODES ET RESULTATS

Dans un premier temps, plusieurs tentatives pour individualiser des classes d'âge en dissociant les distributions globales des échantillons (fig. 1) selon les méthodes de Harding (1949), Hasselblad (1966) et Bhattacharya (1967) se sont révélées infructueuses. Quels que soient les intervalles de classe ou les points de coupure hypothétiques testés, les calculs ont toujours généré des familles de 10 à 16 composantes gaussiennes. Ceci est en désaccord avec l'amplitude des échantillons (3 à 50 kg) au regard des informations existant dans la bibliographie sur la croissance du thon rouge, bien que ces données soient divergentes (Farrugio, 1978 b). L'incompatibilité des résultats obtenus par ces méthodes trouve son origine dans le caractère irrégulier de l'effort appliqué par les senneurs sur les diverses classes présentes dans la pêcherie, induisant une capture non représentative des proportions démographiques réelles de la population exploitée.

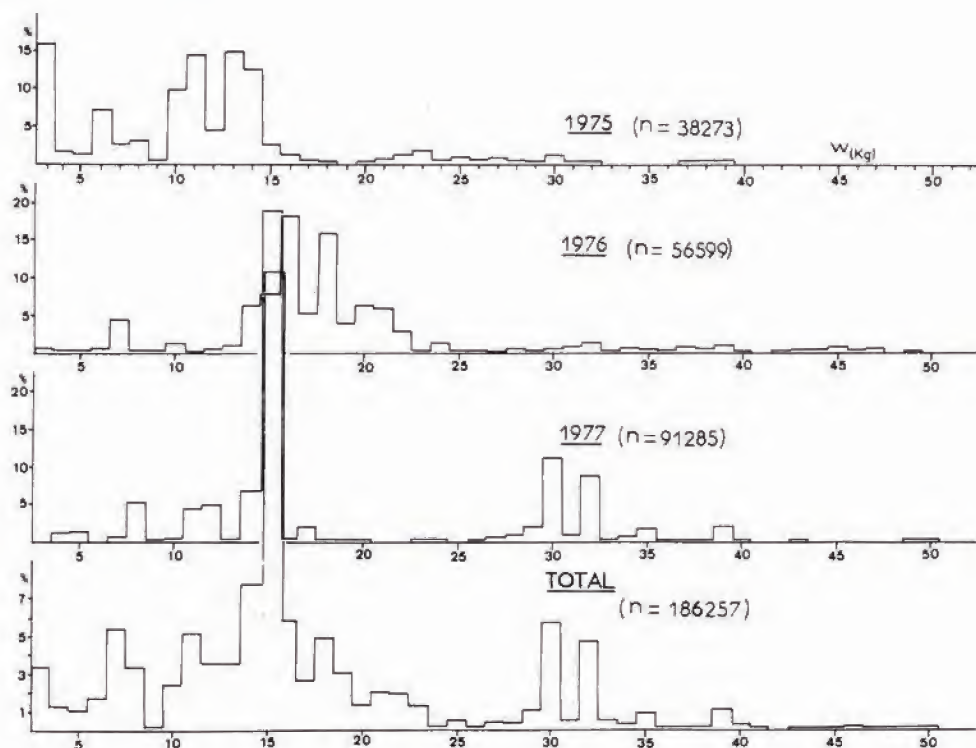


Fig. 1. — Histogramme de distribution des fréquences de poids dans les échantillons annuels de thon rouge réunis de 1975 à 1977.

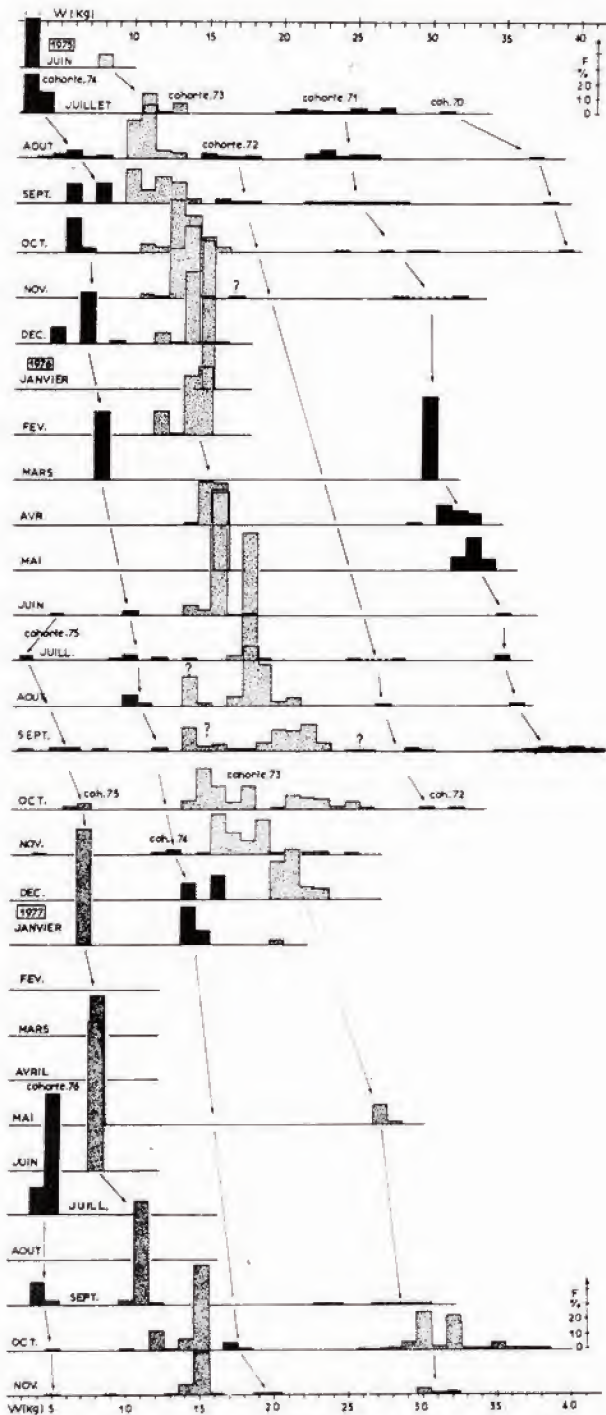


Fig. 2. — Répartition mensuelle des fréquences de poids de juin 1975 à novembre 1977, mettant en évidence la présence de plusieurs cohortes distinctes et leur croissance. (Intervalle de classe : 1 kg).

Les échantillons ont alors été ventilés mensuellement par classes de poids d'intervalle 1 kg (choisi en fonction de la précision des pesées commerciales). On peut ainsi établir des histogrammes de répartition qui mettent en évidence plusieurs groupes distincts présentant un déplacement chronologique vers des valeurs modales de plus en plus élevées (fig. 2).

Compte tenu des données existant dans la littérature sur la reproduction et les premiers stades de la croissance du thon rouge en Méditerranée (ponte de juin à août dans le bassin occidental), la date de naissance standard moyenne retenue pour la présente étude est le premier juillet, le poids d'un poisson à son premier anniversaire avoisinant les 4 kg. Ce choix est corroboré par le fait que les thons de cette taille sont les plus petits qui figurent dans nos échantillons, dans lesquels ils apparaissent à partir de la fin du mois de juin.

On peut alors appliquer la méthode d'analyse de Petersen à ces groupes de poids, individualisés comme les cohortes successives de 1970 à 1976 (fig. 3). La juxtaposition de ces graphes dans un système de coordonnées âge-poids fournit une cohorte synthétique représentant de façon continue la croissance pondérale des animaux de 12 à 64 mois (fig. 4).

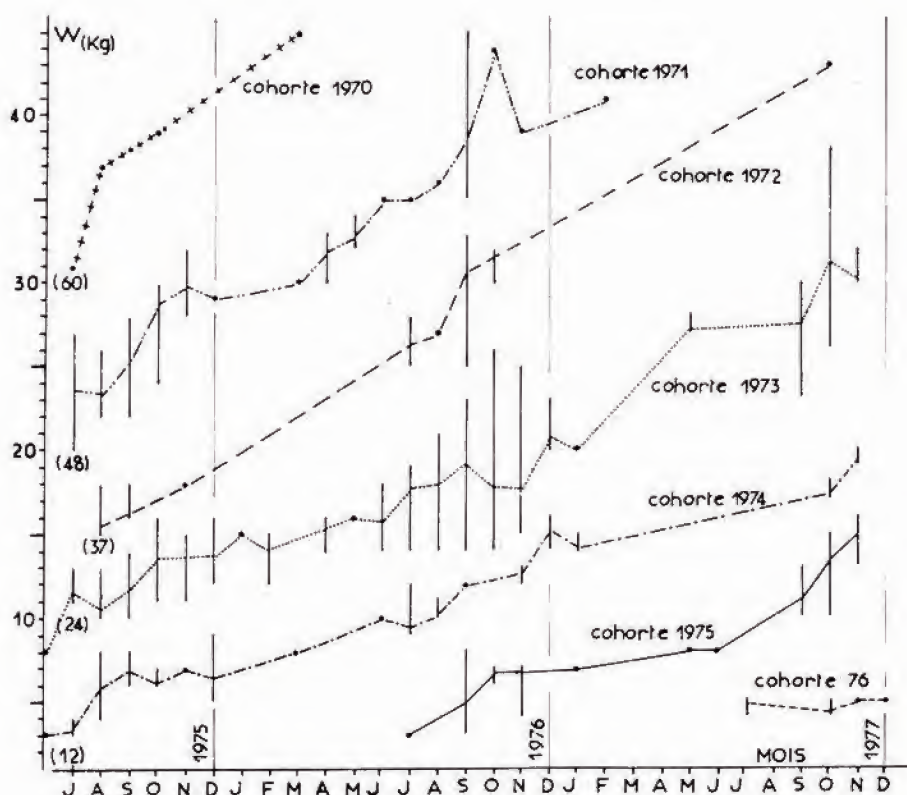


Fig. 3. — Évolution du poids des cohortes considérées fig. 2. Graphique de Petersen.

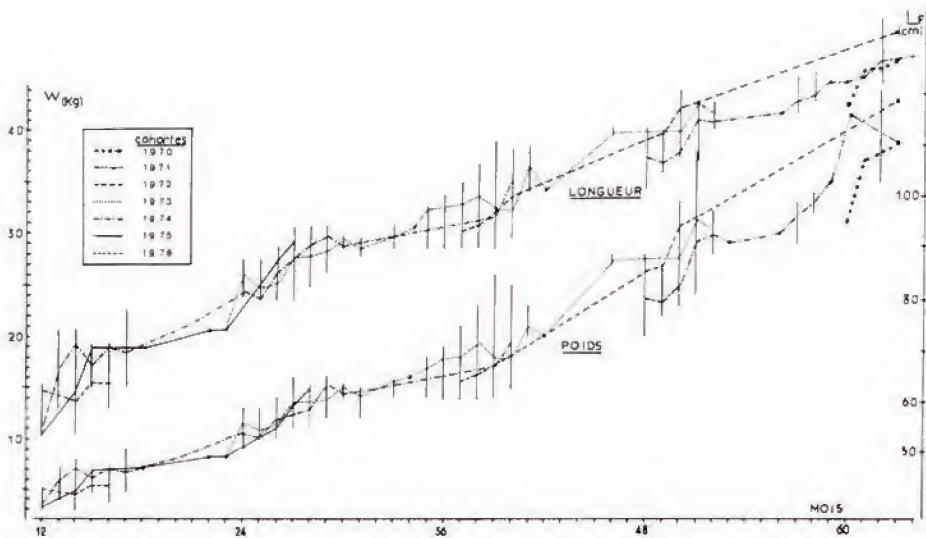


Fig. 4. — Représentations de la distribution des classes de poids et de longueurs de 12 à 63 mois pour la cohorte synthétique obtenue par juxtaposition des graphes de la fig. 3.

Par ailleurs, la relation entre la longueur à la fourche (LF en cm, mesurée entre perpendiculaires) et le poids plein (W en kg) établie par la méthode des moindres carrés après anamorphose linéaire des mensurations de 1529 individus, permet la transformation des poids en longueurs par application de la formule suivante :

$$LF = 36.423 W^{0.3405}$$

On peut ainsi obtenir l'allure de la croissance linéaire des cohortes (fig. 4).

L'analyse détaillée des figures 2, 3 et 4 montre que l'augmentation de poids (ou de longueur) des poissons étudiés a lieu par paliers constitués de périodes d'accroissement rapide entrecoupées de ralentissements périodiques. Cette courbe de croissance peut être décomposée en segments rectilignes caractérisant chacune des étapes (fig. 5). Les paramètres des régressions linéaires de ces segments ont été calculés par approximations itératives à partir des observations graphiques, afin d'obtenir dans chaque cas la meilleure corrélation possible. Les résultats de ces calculs et les droites correspondantes sont présentés sur la fig. 5. Pour toutes les classes de poids représentées on voit que la phase de croissance active débute chaque année en période estivale et se poursuit en automne. En hiver les taux de croissance accusent au contraire une nette diminution.

Afin d'obtenir une modélisation d'ordre plus général, les données disponibles ont été utilisées pour calculer des courbes continues, de 12 à 64 mois. A partir des valeurs modales et de leurs variances pour les différents âges, plusieurs types d'équations permettant d'obtenir le poids en fonction du temps ont été établis. La méthode du test F de linéarité a ensuite été utilisée afin de déterminer le type d'équation constituant le meilleur ajustement aux données de l'échantillon. Le test, décrit en détail par Schwartz (1963), consiste à linéariser les équations hypothèses en effectuant dans chaque cas le changement de variables approprié, puis

à analyser la variance des poids en fonction de l'âge. L'hypothèse de linéarité est admissible lorsque le rapport $F_c = A/R$ de la « variance déviation » par rapport à la droite (« A ») à la variance « résiduelle » (« R ») est supérieur à la limite F_t prévue dans les tables de Snedecor pour le risque 5 %. Dans le cas où la linéarité de plusieurs fonctions est testée, le meilleur ajustement est celui pour lequel la valeur de F_c est minimum.

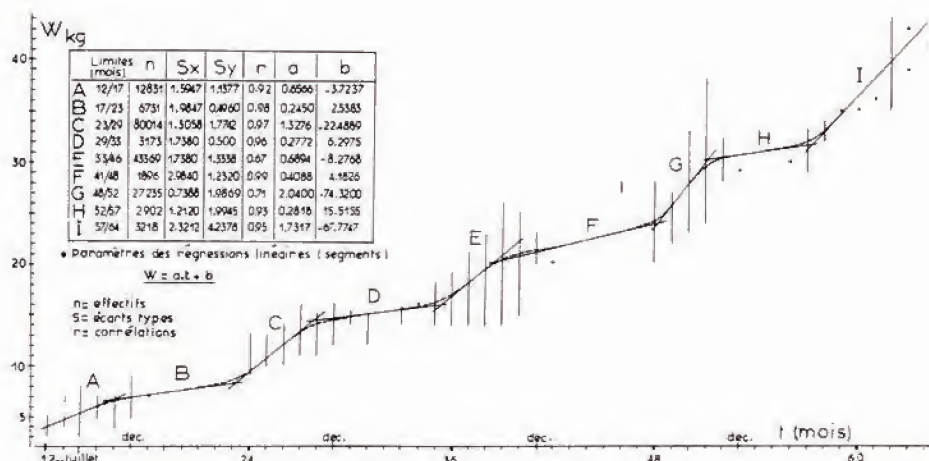


Fig. 5. — Mise en évidence des variations saisonnières par paliers successifs, au cours de la croissance des thons rouges étudiés.

EQUATIONS LINEAIRE, EXPONENTIELLE ET PUISSANCE

Les calculs effectués à partir des poids en kg pour des intervalles de temps mensuels ont fourni les équations présentées dans le tableau I, en même temps que les valeurs de F_c et F_t correspondantes. On voit que dans les trois cas l'hypothèse de linéarité est admissible, l'équation qui s'ajuste le mieux aux valeurs observées étant celle de la courbe puissance (F_c minimum).

Tabl. I. — Equations et tests de linéarité des ajustements de la croissance pondérale du thon rouge de 0 à 50 kg selon les modèles linéaire, exponentiel et puissance. (t en mois).

Ajustement	Linéaire	Exponentiel	Puissance
Type	$W = at + b$	$W = a e^{kt}$	$W = at^n$
Equation	$W = 0.642 t - 4.774$	$W = 3.760 e^{0.04 t}$	$W = 0.147 t^{1.345}$
Corrélation	0.92	0.85	0.92
Forme linéaire	$W = at + b$	$\text{Log } W = kt + \text{Log } a$	$\text{Log } W = n \text{ Log } t + \text{log } a$
F_c	0.758	0.687	0.668
F_t (5%)	1.820	1.820	1.820

MODELES DE VON BERTALANFFY

Les paramètres de l'équation de croissance absolue de Von Bertalanffy ont été déterminés à partir des longueurs des thons rouges obtenues par application de la relation taille-poids aux données composant l'échantillon. On notera que les données manquent pour certains mois (fig. 1 à 5).

La méthode de Walford (1946), applicable aux intervalles de temps d'égale amplitude, peut être utilisée pour ajuster un modèle de Von Bertalanffy aux tailles des poissons de 12, 24, 36, 48 et 64 mois (« années entières », tab. II).

L'ajustement de l'ensemble des données de 12 à 64 mois a pu être réalisé par la méthode des dérivées partielles de Tomlinson (1971) qui autorise l'utilisation d'intervalles de temps d'amplitude variable. (Ajustements effectués d'après le programme FORTRAN IV n° BGC.3 de Tomlinson (1971), traduit en HPL et adapté par Y. Cadiou, Centre de Calcul ISTPM, Nantes).

Ainsi qu'il a déjà été précisé, le mois de juillet est considéré dans tout ce qui précède comme date anniversaire des poissons de diverses cohortes. Dans ces conditions, l'âge $t_1 = 12$ mois a été attribué aux plus petits poissons figurant dans l'échantillon. La validité de ce choix et son incidence éventuelle sur les ajustements mathématiques ont été testées en établissant, à titre comparatif, les modèles de croissance correspondant à des dates de naissance hypothétiques en juin, août et septembre. Dans ce but, les paramètres L infini, K et t_0 ont été calculés comme précé-

Tabl. II. — Paramètres des équations de Von Bertalanffy et tests de linéarité correspondant aux diverses méthodes d'ajustement utilisées.

MODELES :		Longueur : $L_t = L_{inf.} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$							
		Poids : $W_t = W_{inf.} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^n$							
FORMES LINEAIRES:		Longueur : $\text{Log} (L_{inf.} - L_t / L_{inf.}) = -k(t-t_0)$							
		Poids : $\text{Log } W_t = \text{Log } W_{inf.} + n \text{ Log } [1 - e^{-k(t-t_0)}]$							
Méthode	Données	Origine $t_1 =$	$L_{inf.}$ (cm)	$W_{inf.}$ (kg)	k	t_0	n	F_c	F_t (5%)
a. WALFORD	"années entières" seulement	12 mois	359.65	846.31	0.070	-1.672	2.885	0.742	1.820
b. TOMLINSON (BGC 3)	Ensemble des données	11 mois (juin)	331.42	668.48	0.066	-2.276	2.885	0.768	1.820
c. "	"	12 mois (juill.)	329.58	657.86	0.066	-2.186	2.885	0.730	1.820
d. "	"	13 mois (août)	329.13	655.25	0.067	-2.102	2.885	0.768	1.820
e. "	"	14 mois (sept.)	329.13	655.25	0.067	-2.018	2.885	0.767	1.820
f. "	"années entières"	12 mois	520.44	2458.01	0.041	-1.906	2.885	0.675	1.820

demment par la méthode de Tomlinson, avec, pour origine des temps de la série variables biométriques, des valeurs de t_1 égales à 11,13 et 14 mois. Les résultats de ces calculs (tabl. II) sont très proches les uns des autres et aboutissent à des courbes de croissance pratiquement identiques. Ceci tend à indiquer que les différences de tailles individuelles, accusées durant les premiers mois de la vie en fonction de la date de formation plus ou moins précoce des diverses cohortes, n'ont qu'une influence négligeable au niveau de la croissance de la population considérée dans son ensemble. L'utilisation du premier juillet comme date de naissance standard moyenne des poissons constituant l'échantillon est donc acceptable.

On notera que les paramètres du modèle établi par la méthode de Walford à partir des valeurs prises pour les « années entières » seulement (ligne a, tabl. II) sont proches de ceux obtenus par la méthode de Tomlinson pour l'ensemble des données (lignes b à e, tabl. II). Par contre, si cette dernière méthode est appliquée uniquement aux « années entières », elle fournit des résultats très sensiblement différents (ligne f, tabl. II). Cependant, c'est en définitive l'équation ainsi obtenue qui fournit le meilleur ajustement aux données expérimentales dans les limites de l'échantillon ($F_c = 0.675$), après la courbe puissance ($F_c = 0.668$, tabl. I) (fig. 6).

MODELE DE GOMPERTZ

Une tentative de représentation de la croissance par une courbe de Gompertz (1825) a été également effectuée. Le calcul du test de linéarité par rapport aux points expérimentaux donne $F_c = 186.07$. Cette valeur fortement supérieure à celle du F théorique tabulée à 5 % ($F_t = 1.820$) traduit l'impossibilité d'ajuster les données utilisées à ce type de modèle.

ETUDE SQUELETTOCHRONOLOGIQUE

Parallèlement à la méthode de Petersen l'examen des structures d'arrêt de croissance a été effectué sur les vertèbres d'un certain nombre de poissons figurant dans les captures.

MATERIEL ET METHODES

Sur le marché de Sète, les thons rouges destinés à la vente au détail sont amputés du pédicule et de la nageoire caudale, ces parties peu musculeuses étant impropres à la consommation. La dimension de ces tronçons, facilement récupérables, a déterminé le choix de la trente-sixième vertèbre (fig. 7) pour effectuer les observations et mensurations nécessaires à la présente étude. On peut réaliser ainsi une collecte abondante mais les détaillants sétois choisissant généralement les plus petits poissons (qui sont les plus aisément commercialisables), il est difficile de constituer un échantillon de vertèbres couvrant une large gamme de tailles. Les individus de dimensions moyennes sont le plus fréquemment expédiés entiers dans

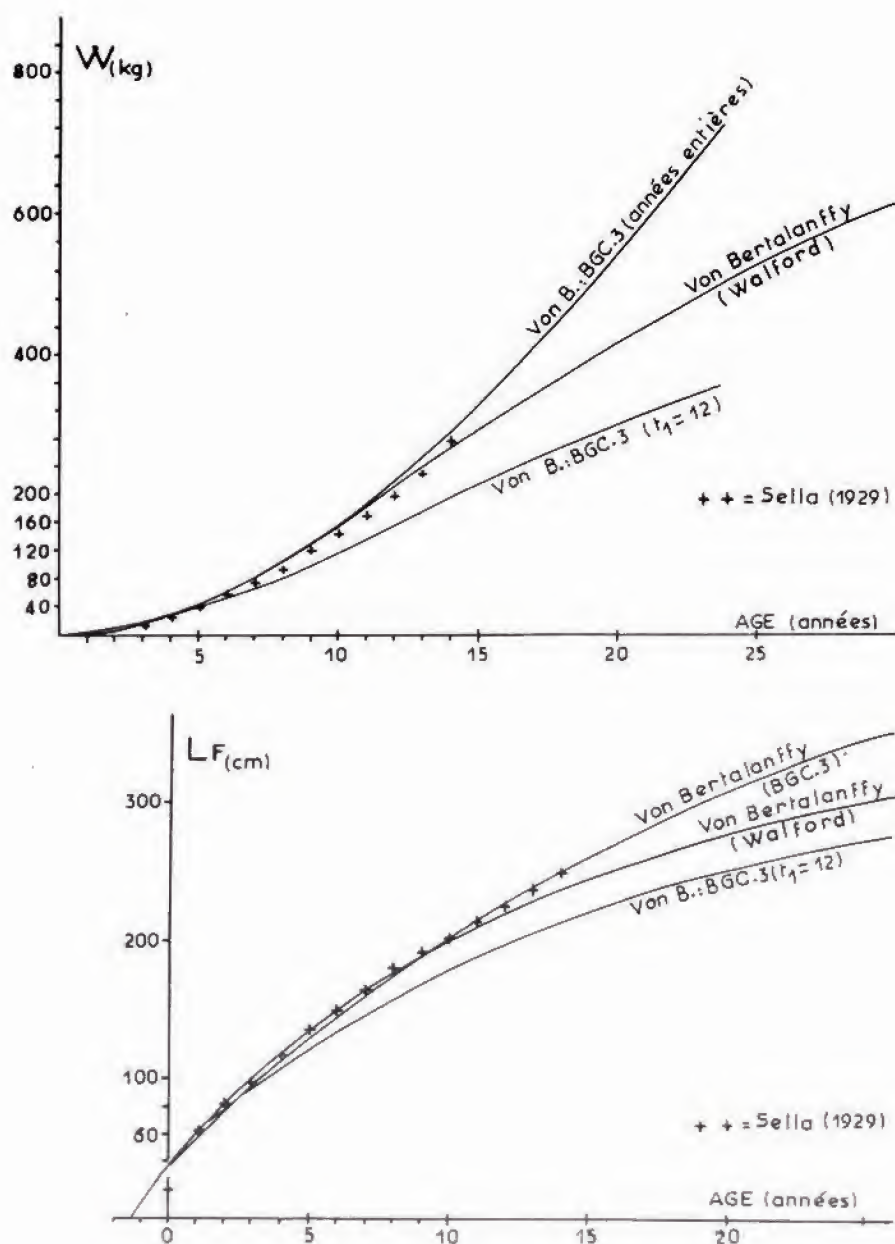


Fig. 6. — Représentation graphique des croissances pondérale et linéaire d'après les différents modèles de Von Bertalanffy. Les données de Sella (1929) relatives au thon rouge de Méditerranée sont indiquées par des croix pour comparaison.

les villes de l'intérieur ou à l'étranger. Quant aux plus gros thons rouges capturés dans nos eaux, il est possible d'en obtenir sur place les pièces squelettiques lors des opérations de filetage qui précèdent certaines expéditions vers le marché japonais.

Après nettoyage à l'eau bouillante, les vertèbres ont été dégraissées dans une solution de potasse ou d'eau de javel, puis séchées. Les anneaux concentriques d'arrêt de croissance sont ainsi nettement visibles sur les parois des cônes vertébraux. Ces structures ont été décrites en détail par Rodriguez Roda (1964). Comme cet auteur, nous n'avons noté aucune amélioration appréciable de l'observation après coloration à l'alizarine selon la technique préconisée par Galstoff (1952).

Afin d'étudier la croissance par rétrocalcul (méthode de Lee, 1920), les diamètres de 96 vertèbres et de leurs divers anneaux ont été mesurés selon leur plus grande largeur à la loupe binoculaire ou à l'aide d'un compas à pointes sèches pour les plus grosses pièces. Dans le cas où il n'a pas été possible de mesurer la longueur du poisson avant le prélèvement, celle-ci a été calculée en appliquant les équations des relations entre la longueur forcale et les dimensions de la caudale, présentées sur la fig. 8.

CROISSANCE RELATIVE DES VERTEBRES

Les équations des relations entre le rayon vertébral (R) et la longueur à la fourche (fig. 7) montrent que la croissance des vertèbres est proportionnelle à celle du

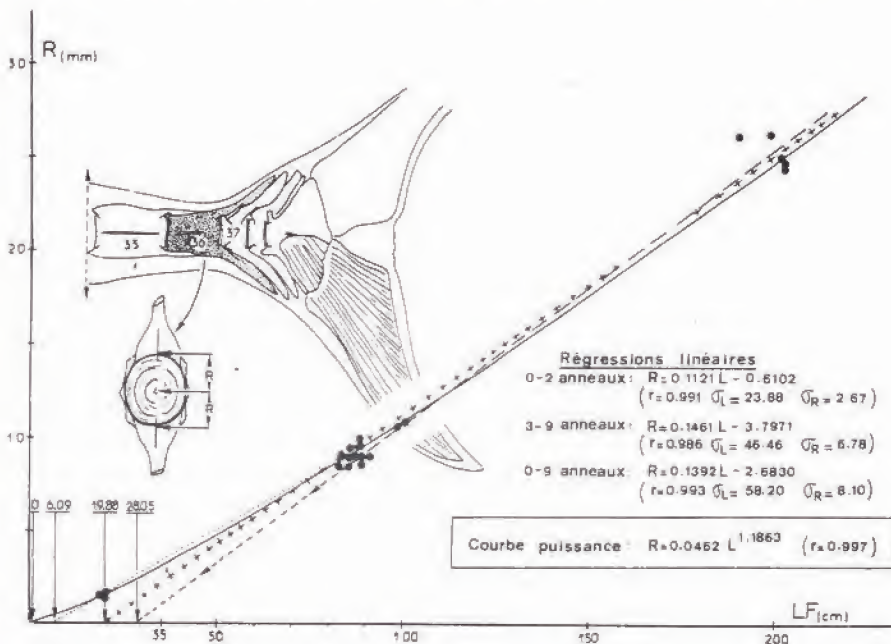


Fig. 7. — Relation entre le rayon du centre vertébral (36e vertèbre) et la longueur à la fourche (LF) des thons rouges échantillonnés.

corps mais leur utilisation pour déterminer la taille moyenne des poissons doit être prudente. Plusieurs ajustements ont été réalisés par la méthode des moindres carrés appliquée aux couples de variables R/LF des poissons ayant de 0 à 9, 3 à 9 ou 0 à 2 anneaux d'arrêt de croissance. Les ordonnées à l'origine de ces équations (dont les coefficients de corrélation sont compris entre 0.9862 et 0.9935) représentent les tailles moyennes théoriques des animaux quand le rayon vertébral est nul, soit respectivement : $LF_0 = 18.87$ cm, $LF_0 = 28.04$ cm, $LF_0 = 6.09$ cm. Même dans ce dernier cas, la valeur calculée est assez éloignée de la réalité biologique, car la radiographie montre que les vertèbres sont déjà très nettement individualisées chez des alevins de thon rouge de 0.10 cm (Barrois, 1975). Un meilleur ajustement est offert par la régression en coordonnées logarithmiques qui offre la plus forte corrélation ($r = 0.9979$) et pour laquelle la taille du poisson est nulle quand le rayon vertébral est égal à zéro (fig. 7).

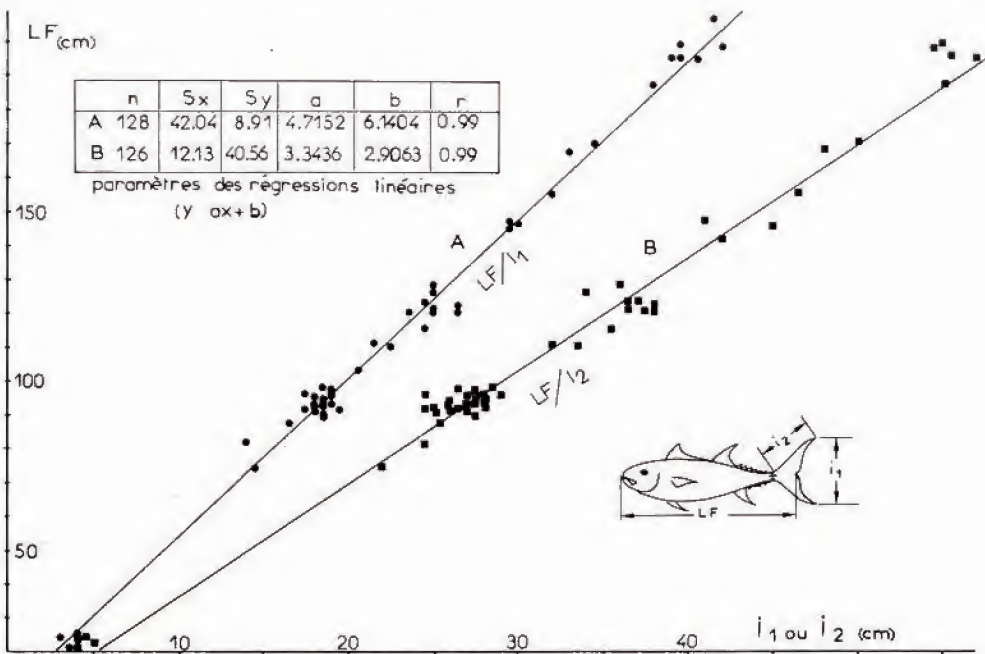


Fig. 8. — Relation entre la longueur à la fourche (LF) des thons rouges et deux dimensions de la caudale (i_1 et i_2). Les droites de régression permettent de calculer la longueur à partir de l'une ou l'autre de ces dimensions.

FORMATION DES ANNEAUX D'ARRÊT DE CROISSANCE

Etant donné les aléas inhérents au mode d'échantillonnage des vertèbres, on ne dispose pas d'une série chronologique complète permettant de déterminer avec précision l'époque de formation des anneaux par observation de l'allongement marginal. Néanmoins les échantillons disponibles montrent qu'ils s'individualisent nettement tout près du bord des cônes vertébraux aux alentours du mois de mars,

ce qui permet de supposer leur formation de décembre à janvier/février. Le dernier anneau des vertèbres récoltées en mai se détache au contraire très nettement du bord.

Ces observations tendent à confirmer l'existence d'un important ralentissement du taux de croissance en période hivernale, phénomène déjà traduit par la courbe en paliers de la fig. 5, obtenue par la méthode de Petersen. Dans cette hypothèse, la date d'éclosion standard étant le premier juillet et les vertèbres des plus petits poissons (4 à 6 kg) observées en été portant déjà un premier anneau, on peut admettre que celui-ci se forme à l'âge moyen de six mois, au cours du premier hiver.

CROISSANCE ABSOLUE PAR RETROCALCUL

Connaissant les rayons des divers anneaux (tabl. III) on peut, en appliquant l'équation de la régression logarithmique entre rayon vertébral et longueur forcale, calculer la taille théorique des poissons au moment de la formation de chaque anneau, soit à six mois, un an et demi, deux ans et demi, etc... (tabl. IV).

Ces longueurs peuvent également être déduites du rétrocalcul de Lee, en appliquant la relation :

$$LF_n = \frac{R_n}{R_c} (LF_c - b) + b$$

avec : LF_n = longueur du poisson à la formation de l'anneau.

LF_c = longueur du poisson à la capture.

R_n et R_c = rayon total de la vertèbre et rayon du dernier anneau.

b = facteur correcteur représentant la longueur théorique du poisson au moment de la formation des vertèbres.

Les résultats de ces calculs figurent dans le tableau IV. Les valeurs ainsi obtenues sont dans l'ensemble légèrement inférieures à celles déduites de la méthode précédente. L'utilisation de ces données pour ajuster un modèle de Von Bertalanffy conduit aux équations suivantes (calculs effectués par la méthode de Walford, l'unité de temps étant l'année) :

$$LF_t (\text{cm}) = 351.132 [1 - e^{-0.080 (t + 1.087)}]$$

$$W_t (\text{kg}) = 789.73 [1 - e^{-0.080 (t + 1.087)}]^{2.8853}$$

COMPARAISON DES RESULTATS. CONCLUSIONS

Le tableau V rassemble les longueurs et les poids théoriques fournis par les divers modèles. Les valeurs obtenues présentent une grande similitude dans l'intervalle de un à cinq ans, qui concerne les thons composant la majeure partie des captures françaises. Ces résultats sont très comparables aux données existant dans la

Tabl. III. — Valeurs moyennes des longueurs forcales à la capture (LFC) et des rayons des divers anneaux d'arrêt de croissance sur les échantillons de vertèbres examinés.

LFC (cm)	nombre anneaux	Rc (mm)	r1	r2	r3	r4	r5	r6	r7	r8	r9
20.00	0	1.69									
86.72	2	9.02	3.47	6.63							
98.00	3	10.50	3.50	6.31	8.92						
201.00	9	25.58	4.10	6.50	10.00	12.0	14.5	16.5	18.5	21.0	23.5

Tabl. IV. — Longueurs théoriques (LF, en cm) des poissons au moment de la formation des divers anneaux d'arrêt de croissance, obtenues par rétrocalcul après application de la relation directe entre le rayon vertébral et la longueur à la capture, et par la méthode de Lee.

	L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8	L9
Méthode directe	38.16	65.79	84.44	108.37	127.07	141.66	155.97	173.52	190.74
LEE	33.36	63.74	83.25	94.29	113.94	129.65	145.57	165.01	184.66

Tabl. V. — Comparaison entre les longueurs (L, en cm) et les poids (W, en kg) moyens fournis par les modèles établis selon la méthode de Petersen, l'étude des vertèbres et par les autres auteurs pour la Méditerranée.

Age	SELLA (1929)		LE GALL, 1954 SCACCINI, 1965		BGC - 3 (années entières)		Courbe puissance		VON BERTALANFFY (vertèbres)	
	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W
1	64.0	4.4	60/70	3/5	58.46	4.48	59.17	4.16	53.99	3.56
2	81.5	9.5	80/90	6/10	77.02	9.92	81.27	10.56	76.84	9.85
3	97.5	16.0	95/105	12/17	94.83	18.08	97.86	18.22	97.93	19.83
4	118.0	25.0	110/125	20/30	111.93	29.16	111.64	26.83	117.39	33.46
5	136.0	40.0	130/140	35/45	128.34	43.28	123.65	36.22	135.36	50.47
6	153.0	58.0	145/155	50/60	144.09	60.44	134.42	46.28	151.95	70.45
7	169.0	76.0	160/170	65/75	159.21	80.61	144.25	56.95	167.27	92.95
8	182.0	95.0	175/185	80/100	173.72	103.67	153.35	68.15	181.40	117.46
9	195.0	120.0	190/200	110/130	187.65	129.52	161.85	79.85	194.45	143.53
10	206.0	145.0	200/210	140/150	201.01	157.95	169.85	92.01	206.50	170.72
11	216.0	170.0	210/220	160/180	213.85	188.84	177.42	104.59	217.62	198.61
12	227.0	200.0	220/230	180/210	226.16	221.94	184.64	117.57	227.88	226.84
13	239.0	235.0	230/240	210/240	237.98	257.08	191.53	130.94	237.36	255.15
14	254.0	280/300	240/260	240/300	249.33	294.07	198.14	144.66	246.11	283.14

littérature pour la Méditerranée, établies en 1929 par Sella (fig. 6 et 9) et en 1954 par Le Gall (confirmé par Scaccini en 1965). On notera que ces deux derniers auteurs présentent des intervalles de valeurs (tabl. III) définissant une plage de variation dans laquelle s'inscrit la plus grande partie de l'échantillon utilisé pour la présente étude (fig. 9).

Ces observations montrent donc une grande stabilité des taux de croissance linéaire et pondérale du thon rouge méditerranéen durant les cinquante dernières années.

L'extrapolation au delà des limites des classes d'âges échantillonnées entraîne une divergence des modèles obtenus par les diverses méthodes d'ajustement. Dans ces conditions, la courbe la plus proche des informations bibliographiques et des observations récentes concernant les individus de grandes tailles est celle établie par la méthode de Tomlinson pour les années entières (ligne f tabl. II et fig. 6 et 9). C'est donc en définitive l'utilisation de ce modèle qui peut être retenue pour l'étude de la composition démographique des captures de la pêcherie de surface française.

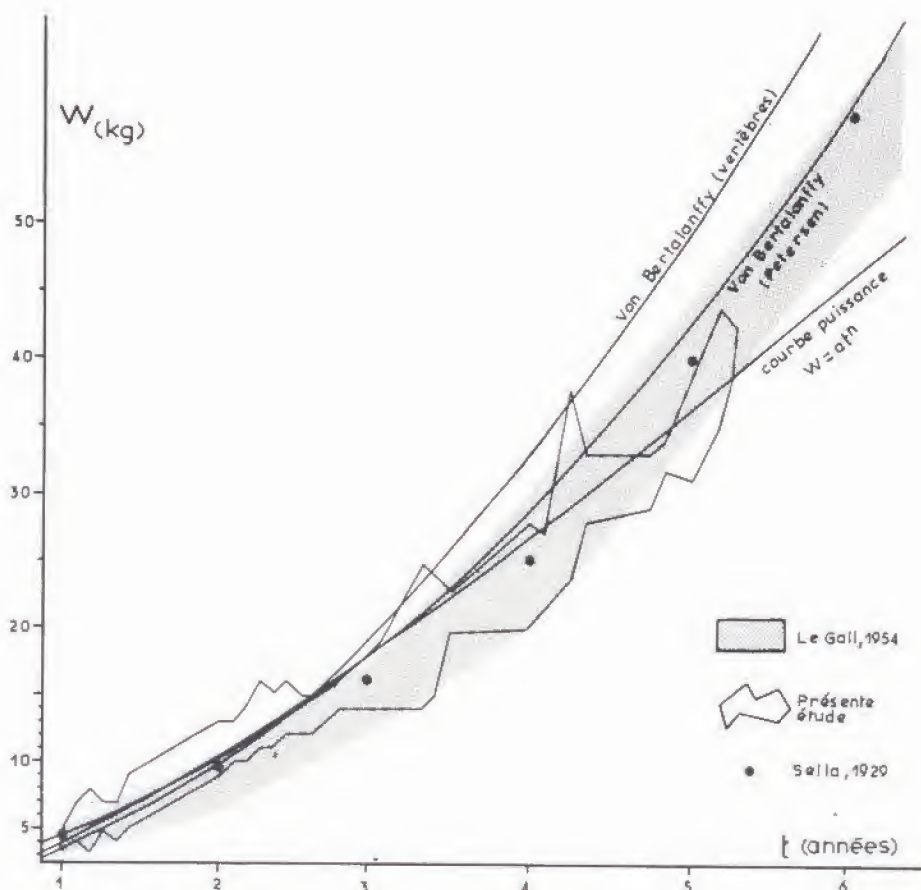


Fig. 9. — Mise en parallèle des modèles présentant les meilleurs ajustements dans les limites de l'échantillon et la distribution de ce dernier, avec les données de la littérature sur le thon rouge pour la Méditerranée.

REFERENCES

- BARROIS J.M., 1975. — Etude de l'ichthyoplancton par microradiographie. Applications à l'ichthyologie larvaire. Thèse, Univ. de Provence, X + 121 p.
- BHATTACHARYA C.G., 1967. — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115 - 135.
- FARRUGIO H., 1977. — La pêche du thon rouge en Méditerranée française durant les années 1975 et 1976. *Sci. Pêche*, 273 : 1 - 11.
- 1978 a. — La pêche du thon rouge en Méditerranée française en 1977. *ibid.*, 279 : 15 - 19.
- 1978 b. — Revue comparative des études sur la croissance du thon rouge *Thunnus thynnus* (Linné, 1758). *ICCAT, recueil doc. sci.* SCRS 78/49 : 343 - 355.
- GALSTOFF P.S., 1952. — Staining of growth rings in the vertebrae of tuna (*Thunnus thynnus*). *Copeia*, 2 : 103 - 105.
- GOMPERTZ B., 1825. — On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on the mode of determining the value of live contingencies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 115 : 513 - 585.
- HARDING J.P., 1949. — The use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distribution. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 28 : 141 - 153.
- HASSELBLAD V., 1966. — Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, 8 : 431 - 444.
- LEE R.M., 1920. — A review of the methods of age and growth determination in fishes by mean of scales. *Fisheries fish. invest.* London, 2, (4) : 32 p.
- LE GALL J., 1954. — Thon rouge, *Thunnus thynnus* (Linné). *Revue Trav. Inst. Pêches Marit.*, 18, (2-4) : 65 - 67.
- RODRIGUEZ RODA J., 1964. — Biología del atún, *Thunnus thynnus* (L), de la costa sudatlántica de España. *Invest. Pesq.*, 25 : 139 p.
- SCACCINI A., 1965. — Biologica a pesca dei tonni nei mari italiani. *Min. Mar. Merc., Mem.*, 12 : 1 - 99.
- SELLA M., 1929. — Migrazioni e habitat del tonno (*Thunnus thynnus* L.) studiati col metodo degli ami, con osservazioni sull'accrescimento, il regime delle tonnare ecc., *R. Com. Talass. Ital.*, Mem., 156 : 24 p.
- SCHWARTZ D., 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Edit. Médic. Flammarion, Paris : 296 p.
- TOMLINSON P.K., 1971. — Growth in length program, BGC-3 in Computer program for fish stocks assesment. *FAO Fish. Tech. Pap.*, FIRD/T 101 : 2.1 - 2.4.
- VON BERTALANFFY L., 1958. — A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws). *Hum. Biol.*, 10, (2) : 181 - 213.
- WALFORD L.A., 1946. — A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. Mar. Lab. Woods Hole*, 90 : 141 - 147.